

ÉVOLUTION DE LA MORPHOLOGIE DES TIQUES EN FONCTION DE L'ADAPTATION AUX MAMMIFÈRES ONGULÉS

PAR

Pierre Claude MOREL

Les tiques sont des parasites temporaires dont la plus grande partie de l'existence se passe à l'état libre ; mais ce sont des parasites obligatoires, donc leur évolution sera l'histoire de leurs adaptations biologiques et morphologiques à des milieux divers qui se transforment, et à des hôtes qui apparaissent, qui évoluent ou qui se remplacent dans ces milieux. Les deux groupes de phénomènes sont en fait indissociables. Il est impossible de tenir compte des adaptations à un milieu donné sans tenir compte des hôtes disponibles à une période donnée.

Alors que l'on peut supposer que les tiques les plus anciennes étaient inféodées à des vertébrés à gîte défini, les mammifères Ongulés, par leur morphologie, leur taille et leur biologie représentent un type d'hôtes extrêmement différent des hôtes primitifs ; par voie de conséquence, c'est l'adaptation aux Ongulés qui a entraîné chez les tiques les modifications morphologiques et biologiques les plus profondes.

Les familles mentionnées sont les *Argasidae*, les *Ixodidae*, les *Amblyommidae*. Les *Nuttallielidae* sont représentés par une seule espèce trop incomplètement connue pour se prêter à des comparaisons fondées.

A. — ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE CHEZ LES AMBLYOMMIDAE

1) *Amblyomma s.l.*, *Aponomma*.

Les formes les plus primitives sont certainement les s.g. *Walkeriana* et s.g. *Adenopleura* p.p. associés aux tortues et à des sauriens dans toutes les régions tropicales, et en particulier dans les îles du Pacifique. Les *Aponomma* des varans et des serpents paléotropicaux semblent plus archaïques, peut-être par réduction de taille et simplification. Par la suite quelques *Aponomma* parasitent en Australie des échidnés et des wombats ; mais surtout des *Adenopleura* s'adaptent aux Marsupiaux australiens, aux pangolins et aux tatous. Ulérieurement les lignées paléotropicales et néotropicales se séparent, les premières donnant les s.g. *Xiphiastor* associés aux tortues continentales et aux ongulés, les autres aboutissant aux s.g. *Haemalastor*, s.g. *Amblyomma s. str.* et s.g. *Anastosiella*.

Les modifications morphologiques portent sur l'acquisition du sillon marginal des femelles, mais surtout sur la transformation du pédipalpe. Cyindrique à 4^e article terminal primitivement (comme le suggèrent les *Aponomma*), il devient concave intérieurement à 4^e article interne préterminal et se présente en gouttière coiffant les gaines des chélicères et l'hypostome ; les soies ventrales des articles I et II sont peu nombreuses et distantes (tous les genres d'*Amblyomma*). Il est remarquable

que les *Adenopleura* de mammifères possèdent un processus ventral rétrograde vraisemblablement en rapport avec l'existence de la pilosité, pour un meilleur accrochage ; ce caractère se retrouvera sur les *Amblyomma* s. str. néotropicaux, tous associés à des mammifères. Les proportions des pièces capitulaires (hypostome, pédipalpe), vont se modifier également. Longilignes chez les parasites de reptiles, elles sont médiolignes chez les mammifères de taille petite ou moyenne (*Adenopleura* et *Amblyomma* s. str. de Marsupiaux, pangolins, tatous, fourmiliers, paresseux, cabiai, paca, pécaris, tapirs ; *Anastosiella* de *Canidae*), mais longilignes si l'association se fait uniquement avec des ongulés (s.g. *Xiphiasior*, paléotropical, également sur reptiles ; *Amblyomma* s. str. ; s.g. *Anastosiella* de lamas). Ces différences sont sans doute à mettre en rapport avec l'épaississement du tégument chez les ongulés.

Chez les *Adenopleura* de mammifères, *Amblyomma* s. str. et s.g. *Xiphiasior*, les épines des coxae II, III et IV deviennent hétérologues, s'élargissant en écaille ou en lame bordante sur les paires II et III, demeurant pointue et s'allongeant chez les mâles sur la paire IV.

2) *Haemaphysalis* s.l.

On peut supposer que les *Haemaphysalis* s.l. se sont différenciées sur les reptiles concurrentement avec les *Aponomma*, dont la morphologie est comparable à celles des s.g. *Alloceraea* et *Allophysisalis* ; leur petite taille leur a permis de parasiter des vertébrés de toutes tailles, oiseaux, marsupiaux, insectivores, rongeurs, carnivores, ongulés, en développant tout un système d'épines rétrogrades sur les 2^e et 3^e articles pédipalpaux, les coxae et les trochanters, pour un meilleur accrochage en fonction des phanères des hôtes ; en même temps, les pédipalpes devenaient brévilignes, le 2^e article s'élargissait vers l'extérieur chez les espèces parasites d'oiseaux, de micromammifères et de carnivores (s.g. *Kaiseriana* p.p., *Ornithophysalis*, *Elongophysalis*, *Rhipistoma*) ; cette expansion est seulement amorcée chez les parasites d'ongulés (s.g. *Haemaphysalis* s.str., *Aboimisisalis*, *Herpetobia*, *Interphysalis*, *Paraphysalis*, *Kaiseriana* p.p.). Ceci concerne les adultes ; les proportions des pédipalpes chez les larves et les nymphes peuvent être différentes de celles des adultes suivant les caractéristiques de taille ou de phanères des hôtes de ces stases.

Il est remarquable que les sous-genres d'*Haemaphysalis* plus particulièrement associés aux ruminants Cervidés et Bovidés présentent une évolution des pédipalpes parallèle à ce qui s'observe chez *Dermacentor* et *Rhipicephalus* : élargissement réduit du 2^e pédipalpite en même temps que multiplication et renforcement des soies ventro-internes (s.g. *Aboimisisalis*, *Herpetobia*, *Sagalia*).

3) *Dermacentor* s.l., *Hyalomma* s.l., *Rhipicephalus* s.l.

L'évolution de la morphologie qui vient d'être retracée est celle des tiques sur les hôtes en place du Crétacé à l'Oligocène. Cette évolution va être relancée par l'évolution concomitante des rongeurs Sciuriformes et Myomorphes d'une part, des *Canidae*, des *Suidae* et des Ruminants de l'autre.

On s'accorde à situer au milieu du Tertiaire la mise en place sur les divers continents des conditions climatiques régnant actuellement, concurrentement avec l'apparition de formations végétales non plus fermées, mais ouvertes (savanes, steppes, prairies).

Précédemment, en milieu sylvestre, les tiques à toutes stases pouvaient rechercher ou attendre l'hôte convenable sans risques de dessiccation. Suivant les situations, les larves et les nymphes pouvaient parasiter les mêmes types d'hôtes que les adultes (monotropisme d'hôte) ; ou, différemment, ubiquistes aux stases préimaginales, ne rechercher comme adultes qu'une certaine catégorie d'hôtes, en fonction de la taille ou d'autres particularités (télotropisme d'hôte).

Dans les formations ouvertes au contraire, s'il est possible à des adultes de rechercher ou d'attendre, sur le sol ou la végétation, des hôtes ongulés, à déplacements rapides, à grandes distances de parcours, et à retours occasionnels ou différés au cours de l'année, en milieu ensoleillé à hygrométrie non à saturation, il n'en va pas de même pour les larves ou les nymphes, de moindre taille, moins sécrétées.

Dans les savanes ou les prairies, une solution pour diminuer les risques dus à la dessiccation chez les larves et les nymphes est la recherche des hôtes disponibles en milieu abrité, non ouvert,

c'est-à-dire au niveau du sol, à la base de la végétation ; ce seront des vertébrés de petite taille, rongeurs Myomorphes ou Sciurormorphes, oiseaux, parfois lézards. Les adultes pour leur part n'auront pas de difficultés pour attendre les ongulés à la surface de la strate herbacée, au moins à certaines périodes de la journée pendant la saison favorable à leur activité.

Cette solution synthétique (ditropisme d'hôte) à la fragilité des larves et des nymphes et à l'exploitation des ongulés en formations ouvertes, est un facteur fondamental de la différenciation des *Dermacenter*, des *Hyalomma*, des *Rhipicephalus*. Elle a dû commencer par des *Dermacenter* néarctiques à l'Oligocène, à partir d'*Amblyomma s.l.* proches des s.g. *Anastosiella*, sur les Sciurormorphes, les Canidae et des ongulés en place. Elle s'est poursuivie en Eurasie et en Afrique au cours du Miocène, après passage des *Dermacenter* et d'autres tiques, ancêtres de ce qui allait être les *Rhipicephalus*, les *Hyalomma* et les *Rhipicephalus*, se différenciant conjointement à l'évolution des Rongeurs Myomorphes et des Ruminants.

Le cycle évolutif ditrope caractérise la plupart des espèces des genres relativement récents qui viennent d'être cités. La caractéristique commune principale concerne les pédipalpes, qu'ils soient brévilignes ou longilignes. Le pédipalpe I présente un processus ventral rétrograde (déjà annoncé par certains s.g. *Adenopleura* et par les *Amblyomma s.str.*) ; par ailleurs les soies ventrales des pédipalpes I et II sont nombreuses et contiguës. La signification fonctionnelle de cette disposition n'est pas déterminée.

Une autre particularité, dont la fonction n'est pas non plus éclaircie, est l'existence des sclérifications sur la face ventrale des mâles, soit à partir des coxae IV, par extension de surface (*Dermacenter*) ou l'allongement des 2 épines postérieures (*Rhipicephalus*), soit par sclérisation des champs adanaux et accessoires, entre les sillons (sclérisations paires : adanales, accessoires, suhanales) chez *Hyalomma s.str.*, s.g. *Hyalommasta*, s.g. *Pterygodes*, s.g. *Hyperaspidon* (3 paires), s.g. *Hyalomma* (2 paires), *Rhipicephalus* (2-1 paires). Une paire de plaques ventrales existe par ailleurs chez le mâle de *Cosmiomma hippopotamense*, encore très proche des *Amblyomma s.l.* par ses pédipalpes.

Les ocelles sont hémisphériques en milieu ouvert aride très ensoleillé (*Hyalomma s.l.*, s.g. *Pterygodes*, s.g. *Digineus*, s.g. *Lamellicauda p.p.*). Dans les mêmes milieux arides, les proportions des articles des pattes s'allongent chez les *Hyalomma s.l.*, dont les adultes se déplacent activement sur le sol à la recherche des hôtes.

Il est même vraisemblable de supposer l'origine de ces genres en fonction des formations : les *Dermacenter* dans les prairies d'Eurasie et d'Amérique du Nord, les *Hyalomma* dans les steppes tropicales et pré-tropicales, les *Rhipicephalus* dans les steppes buissonnantes/arbustives d'Eurasie et dans les savanes d'Afrique intertropicale.

4) *Anocentor*, *Boophilus*, *Margaropus*.

Si le ditropisme est une solution à la survie des larves et des nymphes en activité dans les formations ouvertes, il fallait aussi une solution aux chances de rencontre d'hôtes dans les formations ouvertes arides ou sèches, moindres que dans les formations humides où les Ongulés sont plus nombreux, se déplacent moins et reviennent plus souvent aux mêmes lieux. La solution permettant de supprimer les hasards de rencontre d'hôte pour une ou deux stases sur 3 est une sorte de séclusion, quand la larve ou la nymphe gorgée ne se détache pas de son hôte, sur lequel elle effectuera son repas à la stase suivante.

On passe ainsi d'un cycle trixène qui est celui de la presque majorité des *Amblyomidae* (405/425 sp.) au cycle dixène, soit ditrope (*Hyalomma marginatum*), soit monotrope (*H. d. detritum* ; s.g. *Digineus*, 4 sp.) ou au cycle monoxène (*Hyalomma d. scupense* ; *Anocentor*, 3 sp. ; *Boophilus*, 5 sp. ; *Margaropus*, 3 sp.). Cette évolution doit être récente (pliocène).

En relation avec la nécessité d'une meilleure résistance des larves d'espèces dixènes ou monoxènes en milieu ouvert, on observe une augmentation de taille de ces larves par rapport à celles des espèces ditropes voisines.

On constate chez les nymphes et les adultes des genres totalement monoxènes une réduction de la taille, des proportions des pattes, de la sclérisation et de la pigmentation, vraisemblablement

corrélative de la faible activité des adultes. Il y a par ailleurs régression d'autres caractères : effacement du sillon subanal et des sillons marginaux réduction ou effacement des sillons des festons, ovalisation du stigmaté et réduction du nombre des gobelets, réduction du nombre des soies ventrales des pédipalpes. Ces modifications sont peut-être simplement relatives à la diminution de taille.

Les *Boophilus* et *Margaropus*, qui dérivent des *Rhipicephalus*, présentent des plaques ventrales chez les mâles. Les *Ancientor*, issus des *Dermacentor*, n'en ont pas, mais peuvent avoir des coxae IV élargies.

5) Conclusions sur les *Amblyomidae*.

Au total la différenciation morphologique est maximale chez les *Amblyomidae* adultes, en corrélation avec le fait qu'ils se sont associés à tous les hôtes disponibles dans tous les milieux. Chez les larves et les nymphes, la différenciation générique existe, mais la différenciation spécifique n'est observée que chez les genres ou sous-genres anciens (*Amblyomma*, *Haemaphysalis*) ; elle est plus difficile dans les genres récents (*Dermacentor*, *Hyalomma*, *Rhipicephalus*) et ne permet de reconnaître le plus souvent que des groupes d'espèces. En tout état de cause, c'est dans la famille des *Amblyomidae* que les conceptions systématiques offrent le moins de divergences parmi les spécialistes, au contraire de ce qui se passe chez les *Ixodidae* et les *Argasidae*.

B. — ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE CHEZ LES *IXODIDAE*

En raison de leurs exigences hygrométriques, les *Ixodidae* ont occupé des milieux moins variés que les *Amblyomidae*, surtout en ce qui concerne les formations ouvertes. Il n'y a pas eu d'adaptations morphologiques particulières envers les ongulés. On ne constate donc pas chez les *Ixodidae* les mêmes séries évolutives parallèles entre tiques et hôtes que l'on observe chez les *Amblyomidae*. À part quelques structures originales, anciennes, dans l'ensemble des espèces la morphologie est relativement uniforme et conservatrice, même s'il y a de nombreuses variations de détail.

L'absence chez les *Ixodidae* de solution morphologique ou biologique propre à une adaptation particulière envers les Ongulés fait que cette famille se prête mal aux considérations qui constituent la perspective de notre sujet.

C. — ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE CHEZ LES *ARGASIDAE*

La morphologie est encore plus uniforme parmi les espèces d'*Argasidae* que chez les *Ixodidae*. L'association de nombreux *Alectorobius s.str.* avec des oiseaux côtiers fait supposer qu'ils ressemblent aux parasites les plus anciens. Ils ont pu évoluer ultérieurement soit en direction des s.g. *Theriodoros/Pavlovskyella* et des *Ornithodoros*, soit vers les *Argas* et dérivés.

La capsule de Haller est toujours fermée. Les structures suivant les espèces, les sous-genres ou les genres sont assez diverses (vestibules, diverticules, annexes, etc.), mais il manque une étude d'ensemble récente sur le sujet pour qu'il soit possible d'en tenir compte ici.

Le fait biologique fondamental chez les *Argasidae* est l'association avec un hôte à gîte particulier (nid, terrier, fissure de muraille, d'arbre, etc.). Les repas sont en nombre variables pour la quasi-totalité des espèces ; ils sont courts (15-30 minutes) pour les pré-adultes et les adultes, ils sont longs (1-10 jours) pour les larves. Corrélativement, les hypostomes des adultes sont brévilignes, à petit nombre de denticulations (vestigiales si les adultes ne sont pas hémato-phages) ; chez les larves, ils sont médio-lignes-longilignes si le repas est très long (4-10 jours) ou brévilignes s'il est relativement court (12-36 heures).

1) *Alectorobius* (et sous-genre), *Argas* (et sous-genres), *Carios*, *Theriodoros* (et sous-genres), *Microargas*, *Antricola*, *Parantricola*, *Nothoaspis*.

A ces genres appartiennent des espèces parasites de reptiles, d'oiseaux, de mammifères marsupiaux, insectivores, rongeurs, chiroptères. Les adaptations morphologiques des larves et des adultes sont fonction de la taille et de la biologie des hôtes ; les différences entre les taxons relèvent plus de la dérive génétique que de l'effet d'une pression sélective manifeste par adaptation à des milieux ou des types d'hôtes nouveaux.

2) *Ogadenus*.

Par leur morphologie ils sont encore très proches des *Argas*, mais présentent certains caractères qui seront ceux des *Alveonanus*. Les mamelons tégumentaires, associés en chaînes lâches chez les *Argas* et *Secretargas*, sont jointifs chez *Ogadenus* et forment un réseau cordé polygonal. Il s'agit de parasites d'ongulés ou de carnivores, peut-être de reptiles en ce qui concerne les larves, dans des grottes ou sous abri rocheux, dans les steppes arides d'Afrique intertropicale.

3) *Alveonanus*, *Otobius*.

L'évolution des *Alveonanus* correspond à l'adaptation aux Ongulés, aux Carnivores, aux Hystri-comorphes dans des zones arides. L'habitat va des abris sous roche aux grottes. La morphologie, des adultes, dérivée de celle des *Ogadenus*, perd le repli périphérique strié (la localisation de repos n'est plus dans les fissures de parois) mais conserve le réseau cordé à aspect madréporique. Par ailleurs les mouvements au sol doivent s'accompagner d'activité fousseuse, car les tarsi présentent plusieurs protubérances dorsales.

Chez les *Otobius*, le tégument adulte madréporique est en réseau très fin ; l'hypostome n'a plus de denticulation : les adultes ne sont plus parasites. Il n'y a pas de protubérances sur leurs tarsi.

Les larves de ces deux genres, à hypostomes longilignes ou médiolignes, ont des plaques dorsales. Celles d'*Otobius megnini* présentent deux paires d'ocelles, en relation avec la situation en habitat ouvert. Les adultes n'ont pas de volets camérostomiens.

4) *Alectorobius* (s.g. *Ornamentum*).

L'adaptation aux ongulés, réalisée dans la lignée des *Argas* par les *Alveonanus* et *Otobius*, l'est également dans la lignée directe des *Alectorobius* par les s.g. *Ornamentum*. L'habitat est en situation ouverte, constitué par le sol meuble des lieux de repos ou de rassemblement d'Ongulés domestiques ou sauvages en Amérique. Les adaptations consécutives sont l'existence de deux paires d'ocelles chez les larves, les nymphes et les adultes ; la présence de protubérances doubles sur les tarsi et les tibias des nymphes et des adultes permet l'activité fousseuse.

Des *Alectorobius* classés pour le moment dans le sous-genre *Pavlovskyella*, *Al. rostratus* et *Al. nicolleti*, ont la même biologie qu'*Al. (Ornamentum) coriaceus*. Ils ont de même des protubérances (coniques) sur les tarsi et les tibias, mais n'ont pas d'ocelles. Ils justifieraient la création d'un sous-genre, à moins qu'*Ornamentum* puisse les recevoir après amendement.

Chez toutes ces espèces, il n'y a plus de volets camérostomiens.

5) *Ornithodoros*.

C'est l'abaissement de l'adaptation aux Ongulés à partir des s.g. *Pavlovskyella*. L'habitat peut être un terrier de dimension moyenne ou grande, fréquenté par des tortues terrestres ou des phacochères (*O. moubata*, *O. porcinus*) ; ou le sol sableux en zone aride autour des points de repos ou d'abreuvement (*O. savignyi*). Les larves ne sont pas hémaphages, sont très fugaces et donnent très rapidement des pré-adultes I. Chez les adultes les volets du camérostome manquent, le sillon postanal transverse

est effacé ; les tarsi possèdent des protubérances dorsales. Chez *O. savignyi*, 4 ocelles sont présents.

6) Conclusions sur les *Argasidae*.

La grande majorité des espèces (145/160) vit dans des milieux fermés, peu diversifiés. Certaines particularités morphologiques résultent d'une adaptation au mode de vie dans le milieu (repli péri-phérique des *Argas*, protubérance des articles des pattes chez les espèces fouisseuses, ocelles chez les stases actives en milieu ouvert). La morphologie apparaît donc comme uniforme, surtout chez les adultes, évidemment en rapport avec le peu de variétés des milieux. La différenciation des larves est plus poussée ; ce sont elles le plus souvent qui présentent les critères spécifiques les plus évidents.

Chez les *Argasidae*, comme chez les *Ixodidae*, et d'une manière plus accusée, les conceptions taxonomiques ne sont pas stabilisées. Mais si l'uniformité morphologique semble encore plus grande que chez les *Ixodidae*, les *Argasidae* offrent cependant, à l'image des *Amblyommidae* mais à un moindre degré, des exemples d'innovations morphologiques et biologiques par adaptation aux Mammifères de grande taille, principalement les Ongulés.

NOTES ET DISCUSSIONS SUR LES UNGULÉS ET LEURS PARASITES

BAIN expose brièvement la façon dont elle conçoit l'évolution des espèces du genre *Onchocerca*, filaires parasites d'Ongulés n'ayant qu'un seul représentant chez l'homme.

L'espèce morphologiquement la plus primitive est parasite de l'âne domestique en Afrique : il n'y a aucune évolution parallèle (coévolution) entre hôtes et parasites.

Elle suppose que le genre *Onchocerca* est fondamentalement africain et demande quelle est l'ancienneté relative des Suidae, Camelidae et Cervidae en Asie et en Afrique.

— Les dates lui sont fournies par HOFFSTETTER et HEINTZ ; son hypothèse sur l'origine du genre *Onchocerca* est mise en doute puisque les Camelidae et Equidae viennent d'Amérique.

CHABAUD pense qu'il y a des difficultés de dialogue entre parasitologistes et paléontologistes dès que l'on quitte le problème des coévolutions.

En effet, ce qui semble importer avant tout aux parasites (et aux parasitologistes) est la date d'apparition de l'hôte actuel. Une chauve-souris est un animal « ancien », car le Rhinolophe de l'éocène était probablement presque identique à l'actuel et il avait, semble-t-il, les mêmes parasites. Au contraire, une vache de l'éocène n'a rien à voir avec nos vaches actuelles.

Par ailleurs, un parasite peut manifester son intolérance au niveau de la différence spécifique, ou générique, ou familiale.

Il y a donc, à plusieurs niveaux, des barrières arbitraires qui font qu'en dehors du problème relativement simple de la coévolution, les échanges d'information entre les 2 disciplines sont complexes ; la notion essentielle d'ancienneté relative est très difficile à définir.